



RESPUESTAS FISIOLÓGICAS Y MORFOLÓGICAS DE *Argemone ochroleuca* SWEET AL DÉFICIT HÍDRICO

MORPHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL RESPONSES OF *Argemone ochroleuca* SWEET TO WATER DEFICIT

Xochitl O. Carbajal¹, Ebandro Uscanga-Mortera^{1*}, Carlos Trejo¹, Daniel Padilla-Chacón², Carlos Ramírez-Ayala³ y Antonio García-Esteva¹

¹Colegio de Postgraduados Campus Montecillo (CP CM), Posgrado en Botánica, ²CONACYT-CP CM, Posgrado en Botánica, ³CP CM, Posgrado en Hidrociencias, Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

*Autor de correspondencia (euscanga@colpos.mx)

RESUMEN

En Texcoco, Estado de México, *Argemone ochroleuca* Sweet invade campos de cultivo durante el invierno, cuando la precipitación pluvial es escasa, por lo que se asume que esta especie posee mecanismos que le permiten tolerar condiciones limitantes de humedad en el suelo. El objetivo de esta investigación fue identificar los efectos morfológicos y fisiológicos que causa el déficit hídrico en *A. ochroleuca* durante la fase vegetativa. El experimento se realizó en una cámara de ambiente controlado a partir de semillas germinadas en laboratorio. Semillas con radícula visible se trasplantaron en tubos de PVC con suelo arenoso como sustrato y a los 30 días se separaron en dos grupos, para riego y déficit hídrico. Se realizaron seis muestreos espaciados a intervalos de siete días. El diseño experimental fue completamente al azar con cinco repeticiones y la unidad experimental fue cada tubo con una planta. El potencial hídrico del suelo (Ψ_s) fue aproximadamente 16, la conductancia estomática (g_s) 2.3, el potencial hídrico (Ψ_{av}) del vástago 0.4 y el potencial osmótico (Ψ_{π}) del vástago 0.4 veces menor en el tratamiento de déficit hídrico con respecto al testigo. La concentración de azúcares y prolina aumentaron conforme el estrés hídrico avanzó. En déficit hídrico, el crecimiento del vástago de *A. ochroleuca* disminuyó en 10 %; sin embargo, contribuyó en la elongación y engrosamiento de la raíz principal. Se concluye que las cualidades fisiológicas y características morfológicas de *Argemone ochroleuca* le permiten sobrevivir en condiciones de humedad limitada y periodos de déficit hídrico prolongados.

Palabras clave: Chicalote, estrés hídrico, osmoprotectores, plasticidad fenotípica.

SUMMARY

In Texcoco, state of Mexico, when the rainfall is scarce, *Argemone ochroleuca* Sweet invades farmlands during the winter, when rainfall is scarce; therefore, it is assumed that this species has mechanisms to tolerate limiting soil moisture conditions. This research aimed to identify the morphological and physiological effects caused by water deficit in *A. ochroleuca* during the vegetative phase. The experiment was carried out in a controlled environment chamber from seeds germinated in the laboratory. Seeds with visible radicle were transplanted into PVC tubes with sandy soil as substrate and after 30 days they were separated into two groups, for irrigation and water deficit. Six samplings spaced at seven days were carried out. The experimental design was completely randomized with five replications, and each tube with one plant constituted an experimental unit. The soil water potential (Ψ_s) was

approximately 16, the stomatal conductance (g_s) 2.3, the water potential of the shoot (Ψ_{av}) 0.4 and the osmotic potential (Ψ_{π}) of the shoot 0.4 times lower in the treatment of water deficit treatment compared to the control. The concentration of sugars and proline increased as water stress progressed. Under water deficit, the shoot growth of *A. ochroleuca* decreased by 10 %; however, it contributed to the elongation and thickening of the main root. It is concluded that the physiological qualities and morphological characteristics of *Argemone ochroleuca* allow it to survive in conditions of limited moisture and prolonged periods of water deficit

Index words: Osmoprotectants, pale Mexican pricklypoppy, phenotypic plasticity, water stress.

INTRODUCCIÓN

Los cambios frecuentes en el ambiente (variación climática) pueden ser desfavorables y estresantes para el desarrollo de las plantas al alterar la disponibilidad de recursos y su nicho ecológico. Etterson *et al.* (2016) mencionaron que a medida que el clima cambia, es posible que algunas especies vegetales no se adapten a los nuevos escenarios ambientales, a menos que desarrollen mecanismos que les permitan su supervivencia.

El cambio climático global altera el ciclo hidrológico terrestre y la función de los ecosistemas (Duan *et al.*, 2017); asimismo, está incrementando la frecuencia y duración de las sequías (Dai, 2013). La disponibilidad de agua es uno de los factores principales que determinan la distribución de las especies en nuestro planeta. Existen especies que presentan resistencia o tolerancia a la falta de agua en el suelo (Basu *et al.*, 2016). Las investigaciones acerca del impacto del estrés hídrico en las plantas se han enfocado principalmente en plantas de interés económico (Mahmood *et al.*, 2020; Zhu *et al.*, 2020), y muy poca investigación se ha llevado a cabo en plantas silvestres. Recientemente en *A. ochroleuca* se han realizado estudios principalmente para determinar la asignación de recursos

a los órganos en ambientes con diferente disponibilidad de agua en el suelo (Assaeed *et al.*, 2020).

Dentro de las plantas silvestres se encuentran las invasoras, que con frecuencia se han considerado pioneras indicadoras del cambio climático, debido a su capacidad de adaptación y provocar afectaciones económicas y ecológicas; sin embargo, para anticipar estos cambios y diseñar estrategias de gestión es necesario conocer las características y hábitat de las plantas invasoras, ya que se prevé que, con el cambio climático, muchas especies de plantas invasoras desarrollarán adaptaciones que puedan llevar a un crecimiento y expansión poblacional (Chauhan *et al.*, 2017; Ramesh *et al.*, 2017); por lo tanto, es de gran trascendencia evaluar los caracteres que permitan a las plantas invasoras adaptarse a las alteraciones ambientales que trae consigo el cambio climático.

Argemone ochroleuca Sweet es una planta nativa de Norteamérica; sin embargo, se ha adaptado a diferentes ambientes a nivel global. En algunos países como Sudáfrica, Australia y Arabia Saudita es considerada una planta invasora, que habita en zonas de disturbio como zanjas, ruinas, terrenos perturbados y de cultivo, así como jardines (Heard y Segura, 2012; Maema *et al.*, 2016; Moussa *et al.*, 2012).

El interés en esta especie se basa en su flexibilidad de adaptación a condiciones de humedad restringida, además de su potencial químico y medicinal (Hernández-Ruiz *et al.*, 2020; Moustafa *et al.*, 2013). Los estudios de esta especie aún son escasos y no se encontró información en la literatura acerca de las características fisiológicas o morfológicas que le permiten sobrevivir en ambientes adversos. El objetivo de esta investigación fue identificar los efectos morfológicos y fisiológicos que causa el déficit hídrico en *A. ochroleuca* durante la fase vegetativa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material genético

Se obtuvieron semillas de *A. ochroleuca* de frutos maduros recolectados de una población silvestre en un terreno agrícola en barbecho en la localidad de Santiago Cuautlalpan, Texcoco, Estado de México (19° 26' 12" N, 98° 54' 23" O, 2253 msnm) en la primavera de 2019.

Condiciones experimentales

La etapa experimental se realizó en una cámara de ambiente controlado (CELL 511-38, Kysor Industrial Corporation, Marshall, Michigan, EUA) y en el laboratorio de Biofísica y Fisiología Vegetal Ambiental del Posgrado en

Botánica, Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados, México. Semillas de *A. ochroleuca* se pusieron a germinar en una solución de ácido giberélico 10^{-3} M. Cuatro días después de la germinación, semillas con la radícula visible se trasplantaron en tubos de policloruro de vinilo (PVC) de 100 cm de altura y 7.5 cm de diámetro, los cuales fueron cortados longitudinalmente y posteriormente se unieron con cinta adherible para facilitar la extracción de la raíz del cepellón del suelo y la toma de muestra para determinar el potencial hídrico. En la base se colocó malla mosquitera de nylon, pegada con la misma cinta. Los tubos se llenaron con suelo extraído de una parcela dentro del Campus Montecillo y se regaron a capacidad de campo (CC, determinada por el método gravimétrico) y se colocaron en la cámara de ambiente controlado a temperatura de $26/22 \pm 2$ °C y fotoperiodo de 12/12 h luz/oscuridad. El suelo de los tubos se mantuvo a CC durante 30 días para favorecer el establecimiento de las plántulas; posteriormente, se aplicaron los tratamientos.

Tratamientos, diseño y unidad experimental

Los tratamientos consistieron en dos condiciones de humedad en el suelo: 1) riego frecuente con suelo cercano a CC (testigo) y 2) déficit hídrico. El testigo se regó a CC cada cuatro días. El tratamiento de déficit hídrico consistió en suspender permanentemente el suministro de agua. Los tratamientos se distribuyeron en un diseño completamente al azar. La unidad experimental estuvo representada por una planta. Se realizaron seis muestreos destructivos, con cinco repeticiones cada uno, el primero fue cuando se aplicaron los tratamientos (tiempo cero) y los posteriores espaciados a intervalos de siete días.

Variables evaluadas

El potencial de agua en el suelo (Ψ_{As}) se determinó en aproximadamente 5 g de suelo de tres estratos en el tubo, superior (0-15 cm), medio (45-60 cm) e inferior (85-100 cm), mediante un psicrómetro de punto de rocío (Dewpoint PotentiaMeter, Decagon Devices, Inc., Pullman, Washington, EUA). El potencial hídrico en la planta se midió en el muñón del vástago con una bomba de Scholander (Modelo 615D, PMS Instruments, Albany, Oregon, EUA); enseguida, el vástago se envolvió con papel aluminio, se sumergió en nitrógeno líquido para posteriormente medir el potencial osmótico. A los 2 d, las muestras se descongelaron y se extrajo la savia del vástago. Se colocaron 10 μ L de savia en un osmómetro de presión de vapor (Vapor Pressure Osmometer 5520, Wescor, Inc., Logan, Utah, EUA) y con la lectura se calculó el potencial osmótico con la ecuación de Van't Hoff. El potencial de turgencia se obtuvo de la diferencia entre el potencial hídrico (Ψ_A) y osmótico (Ψ_{π}). La conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se determinó con

un porómetro (AP4, Delta-T Devices, Burwell, Cambridge, UK) en la hoja más joven completamente expandida, un día antes del inicio de los tratamientos y cada dos días durante el desarrollo del experimento.

Los azúcares solubles (glucosa, fructosa y sacarosa) fueron determinados en 25 mg de hoja y 15 mg de raíz triturada con etanol 80 %, calentada a 80 °C por 30 min y centrifugada a $10,000 \times g$ durante 10 min. Los niveles de cada azúcar fueron enzimáticamente cuantificados con 800 μ L de sobrenadante, de acuerdo con Bernal *et al.* (2005). El almidón se determinó con la técnica de Boehlein *et al.* (2018) utilizando el mismo material vegetal que en la cuantificación de los azúcares solubles. La cuantificación de prolina se realizó en tejido liofilizado con la técnica de Bates *et al.* (1973), las muestras se leyeron en un espectrofotómetro (Evolution 300, Thermo Electron Corporation, Waltham, Massachusetts, EUA) a 520 nm; la concentración de prolina se calculó a partir de una curva de calibración. El peso fresco y seco se obtuvo al disectar la planta y pesar los órganos en una balanza analítica (SA 120, Scientech, Boulder, Colorado, EUA); después de secar dichos órganos en una estufa (Blue M, Electric Company, Blue Island, Illinois, EUA) a 80 °C durante 72 h se volvieron a pesar. El fenotipado de la raíz se realizó después de abrir los tubos y extraerla del cepellón con agua corriente; las raíces se colocaron en charolas para ser procesadas en un escáner (Epson perfection V750 Pro, Suwa, Nagano, Japón) y analizadas con el software WinRHIZO Pro (Régent Instrument Inc., Quebec City, Quebec, Canadá).

Análisis estadístico

Los datos obtenidos se sometieron a análisis de varianza y prueba de comparación de medias de Tukey ($P \leq 0.05$) en el paquete estadístico InfoStat versión 2018e.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En el potencial hídrico del suelo se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre tratamientos dentro de los estratos del suelo. En el estrato superior en el testigo, el potencial de agua del suelo (Ψ_{As}) se mantuvo entre -0.008 y -0.028 MPa, mientras que en el tratamiento con déficit hídrico varió desde -0.008 hasta -5.8 MPa a los 35 días después de la suspensión del riego (DDSR), se observó diferencia a partir de los ocho DDSR. En el estrato medio, el Ψ_{As} del testigo fue de -0.008 a -0.124 MPa, en el tratamiento de déficit hídrico éste fue de -0.008 a -0.50; en ambos tratamientos se observaron diferencias significativas después de 22 DDSR. En el estrato inferior, el testigo alcanzó un Ψ_{As} de -0.28 MPa y en el tratamiento con déficit hídrico tuvo -0.9 MPa, con diferencias significativas a partir de los 22 DDSR.

El estrato superior del suelo, al que se le suspendió el riego, presentó un Ψ_{As} menor debido a que perdió agua por evapotranspiración y ésta no se repuso, caso contrario al testigo, en donde el agua se reponía mediante el riego; asimismo, la disminución del Ψ_{As} en las capas inferiores fue debido principalmente a la extracción de agua por las raíces. Huntenburg *et al.* (2021) encontraron que la raíz de papa en condiciones de déficit hídrico extraía agua a mayor profundidad, mientras que las plantas en riego absorbían a menor profundidad.

En el testigo, el potencial de agua del vástago (Ψ_{Av}) tuvo un promedio de -0.18 MPa, mientras que en el tratamiento con déficit hídrico fue de -0.25 MPa (Figura 1A). El potencial osmótico del vástago ($\Psi_{\pi v}$) del testigo fue en promedio de -0.9 MPa, mientras que en el tratamiento con déficit hídrico fue de -1.3 MPa (Figura 1B). En ambos tratamientos, el Ψ_{Av} y $\Psi_{\pi v}$ fueron diferentes estadísticamente ($P \leq 0.05$).

En el potencial de turgencia del vástago (Ψ_{Tv}) sólo se registraron diferencias significativas a partir de los 22 DDSR (Figura 1C). Este resultado está determinado por la disminución del $\Psi_{\pi v}$ y el aumento del potencial de turgencia, como consecuencia del aumento de osmolitos como la prolina y azúcares solubles, que ayudaron a que el balance hídrico de la planta se mantuviera, evitando la deshidratación de las células y conservación de la turgencia del tejido foliar (Oraee y Tehranifar, 2020). Debido a que el ajuste osmótico mantiene el flujo de agua de la raíz hacia los otros órganos, la turgencia de las células se preserva, y por lo tanto, la conductancia estomática, la fijación de CO_2 para la fotosíntesis y el crecimiento se mantienen durante un tiempo mayor (Blum, 2017).

El ajuste osmótico es un mecanismo fisiológico ampliamente demostrado en diferentes especies de plantas cultivadas y silvestres; consiste principalmente en la acumulación de osmolitos compatibles (prolina, glicina, betaína, azúcares solubles y cationes orgánicos e inorgánicos) dentro del citoplasma para disminuir el potencial osmótico y provocar un flujo de agua de las células cuando las plantas se encuentran en condiciones de estrés hídrico, y de esta forma mantener la turgencia celular, el crecimiento y el rendimiento en los cultivos; y en ocasiones, el aumento de este último (Blum, 2017; Turner, 2018).

La conductancia estomática de las plantas en riego varió de 80.1 a 111.4 $mmol H_2O m^{-2} s^{-1}$, mientras que en las plantas en déficit hídrico ésta disminuyó de 111.4 a 33.62 $mmol H_2O m^{-2} s^{-1}$, representando una disminución de 74 % a los 35 DDSR, la proporción de la disminución fue mayor de los 9 a los 17 DDSR; posteriormente, la proporción de

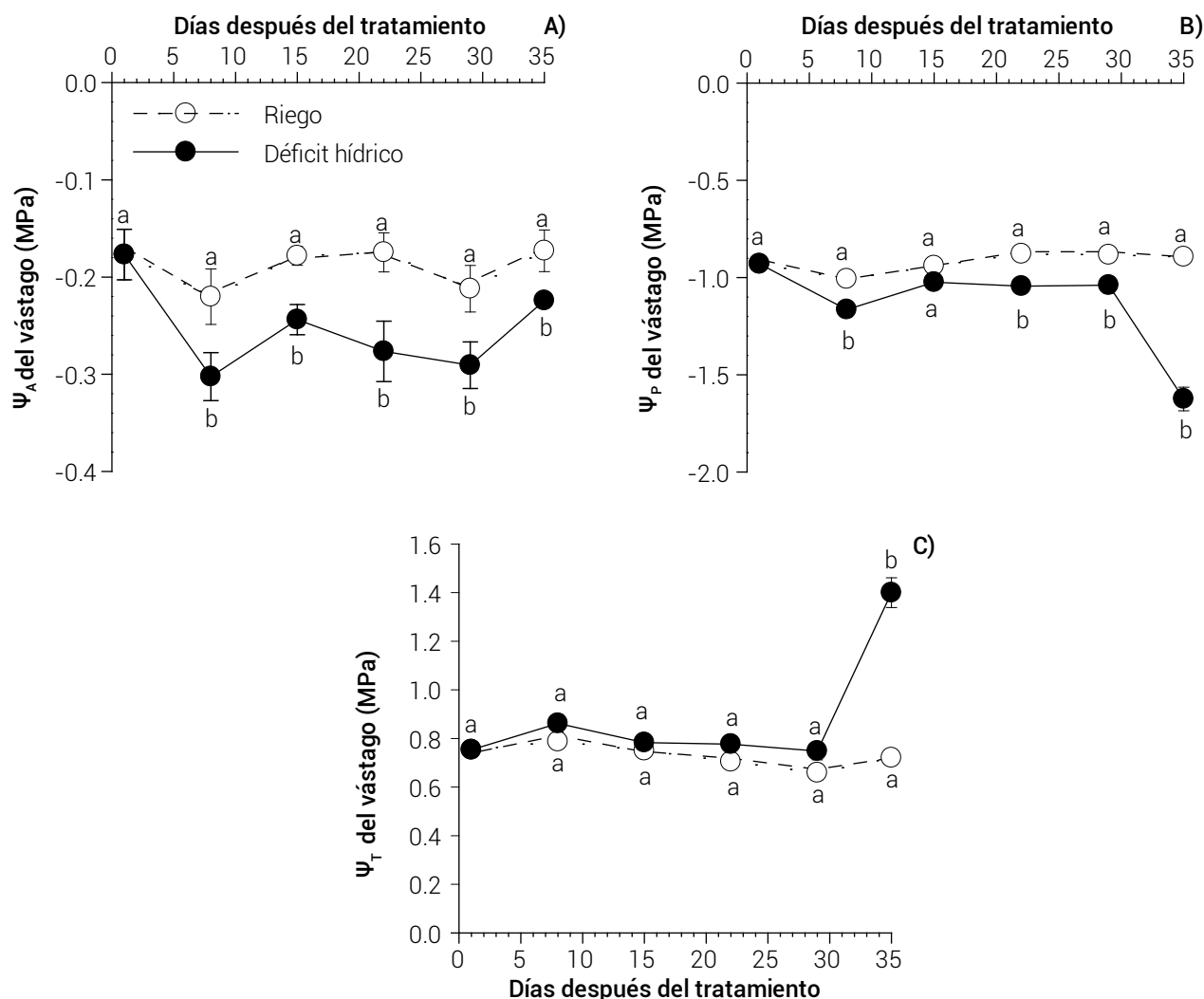


Figura 1. A) potencial hídrico, B) potencial osmótico, C) potencial de turgencia del vástago de *Argemone ochroleuca* en riego constante y con déficit hídrico. Cada punto es el promedio de 5 repeticiones \pm error estándar.

la disminución se estabilizó. La determinación de valores muy bajos de conductancia estomática en el porómetro es una indicación de que los estomas están parcialmente abiertos, y por lo tanto, se continúa llevando a cabo el intercambio de gases y también se asume que la fijación de CO_2 para la fotosíntesis es menos afectada que la pérdida de agua por transpiración. Estadísticamente hubo diferencias significativas entre tratamientos a partir de los 9 DDSR ($P \leq 0.05$).

Las plantas pueden disminuir la pérdida de agua por transpiración mediante el cierre parcial de estomas, la reducción del tamaño de las hojas, la disminución del número y tamaño de estomas, además de adaptaciones en la anatomía de la hoja (Basu *et al.*, 2016); asimismo, la apertura y cierre de estomas puede estar regulada no sólo

por la presión de turgencia en las células oclusivas, sino también por las condiciones ambientales y la producción de ácido abscísico (Osakabe *et al.*, 2014), aunque en este estudio no se determinaron las variables mencionadas por Basu *et al.* (2016), probablemente sí fueron afectadas por el déficit hídrico, al igual que la conductancia estomática, regulada por el cierre parcial de los estomas; asimismo, se ha relacionado la elongación de las raíces a estratos más profundos del suelo para abastecer de agua a la planta y así mantener la actividad fisiológica estable (Salehi-Lisar y Bakhshayeshan-Agdam, 2016).

La glucosa y la fructosa en las plantas en estrés hídrico tuvieron un aumento desde los 8 DDSR en comparación con el testigo en ambos órganos, excepto a partir de los 15 DDSR en la raíz (Figuras 2A, B, D y E). Estadísticamente

hubo diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en ambos azúcares. La concentración de la sacarosa en el vástago fue menor en comparación con los otros dos azúcares solubles; sin embargo, en la raíz fue mayor (Figuras 2C y F). No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($P \leq 0.05$).

Los niveles bajos de sacarosa pueden deberse a la hidrólisis de este compuesto, lo que explicaría el aumento en la concentración de glucosa y fructosa (Du *et al.*, 2020), lo cual sugiere que estos monosacáridos son los principales azúcares involucrados en el ajuste osmótico; además, la

baja concentración de sacarosa también puede deberse a su utilización para la síntesis de otros compuestos o actividades metabólicas (Du *et al.*, 2020).

El ajuste osmótico en la raíz permite a las plantas en estrés mantener la absorción de agua y el crecimiento de raíces. La glucosa, fructosa y sacarosa, además de mantener la integridad de la membrana, estabilizan la estructura de las proteínas y antioxidantes mediante el rol de osmoprotectores (Königshofer y Löppert, 2015). Estos resultados se observan en el estudio de Velázquez-Márquez *et al.* (2015) en la raíz de maíz en estrés hídrico, donde la

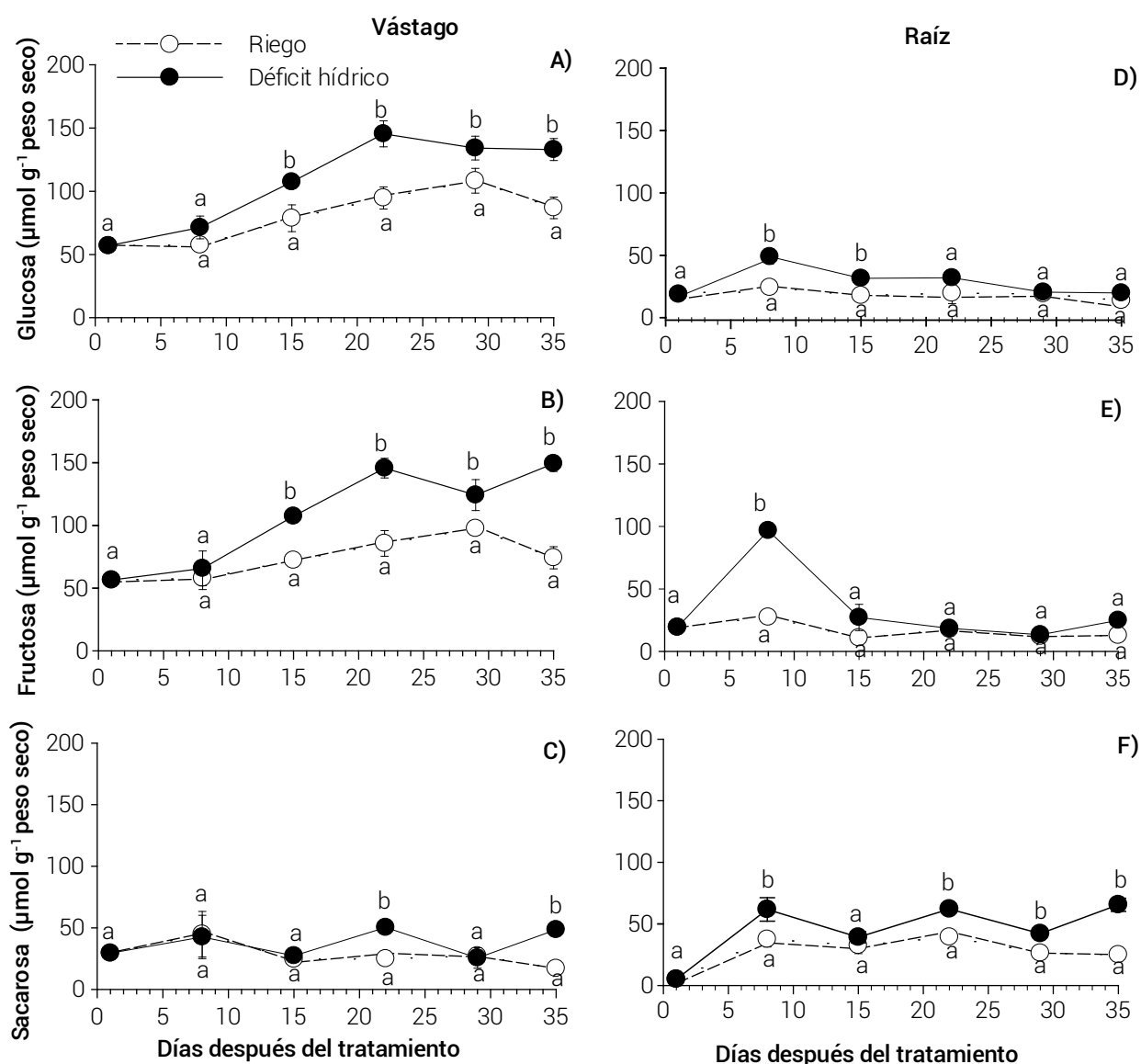


Figura 2. Concentración de glucosa (A y D), fructosa (B y E) y sacarosa (C y F) en el vástago (A, B y C) y en la raíz (D, E y F) de *Argemone ochroleuca* en riego constante y con déficit hídrico. Cada punto es el promedio de cinco repeticiones \pm error estándar.

acumulación de glucosa, fructosa y sacarosa se observó 24 horas después del inicio del estrés. La acumulación de sacarosa en las raíces de plantas en estrés hídrico se ha relacionado con el crecimiento de la raíz por medio de la asignación de más carbono a este órgano (Durand *et al.*, 2016).

La acumulación de almidón en el vástago en estrés hídrico fue casi 6 veces mayor ($P \leq 0.05$) que en el vástago en riego (417 vs. 61 $\mu\text{moles g}^{-1}$ de peso seco). La acumulación promedio de almidón en las raíces en plantas en déficit hídrico fue de 157.3 $\mu\text{moles g}^{-1}$ de peso seco, cantidad similar al de las plantas testigo ($P \leq 0.05$).

La acumulación de almidón puede ser transitoria, debido a un desequilibrio temporal; así mismo, puede deberse a una alteración enzimática causada por el estrés (Du *et al.*, 2020). Thalmann *et al.* (2016) indicaron que los mutantes de *Arabidopsis* que expresan α -amilasa y β -amilasa degradan el almidón a una velocidad óptima; sin embargo, la ausencia de las dos enzimas mantiene al almidón en las hojas. Por otro lado, debido a que la raíz es un órgano de demanda, el almidón es metabolizado a sacarosa, la cual es usada para el crecimiento y elongación de la misma, así como para mantener la absorción de agua (Durand *et al.*, 2016); también se ha relacionado la acumulación de almidón con los cambios anatómicos en la raíz inducidos por el estrés hídrico, específicamente en la corteza de la raíz, debido a que se ha observado que algunas especies resistentes al déficit hídrico poseen un aerénquima más denso en comparación con plantas susceptibles (Singh *et al.*, 2013).

El contenido de prolina en los vástagos en riego estuvo entre 0.920 y 2.015 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso seco, mientras que en vástagos en déficit hídrico éste aumentó hasta 9.18 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso seco, siendo 3.5 veces mayor a los 35 DDSR ($P \leq 0.05$). La acumulación de prolina en raíces sin déficit estuvo entre 0.368 y 0.879 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso seco. En las raíces en déficit hídrico, la prolina aumentó 2.6 veces a los 35 DDSR, alcanzando el valor de 3.22 $\mu\text{mol g}^{-1}$ de peso seco.

La prolina puede encontrarse en pequeñas cantidades en plantas que se desarrollan en estado óptimo; sin embargo, cuando la planta está en condiciones de estrés, la prolina al igual que la sacarosa, fructosa, glucosa y almidón, actúa como osmoprotector, evitando la deshidratación de las células, manteniendo la turgencia del tejido foliar y el metabolismo celular (Blum, 2017; Oraee y Tehranifar, 2020). Ghaffari *et al.* (2021) reportaron en *Beta vulgaris* un incremento de prolina tanto en hojas como en raíces en plantas bajo estrés hídrico severo.

El peso fresco del vástago de las plantas en déficit hídrico disminuyó 25 % con respecto al del testigo a los 35 DDSR, dicha disminución fue constante en los otros muestreos; sin embargo, el peso seco del vástago de las plantas en déficit hídrico disminuyó 11 %. En ambos pesos se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$). Oraee y Tehranifar (2020) consignaron en *Viola x wittrockiana* Swiss Giants Rhinegold que el estrés hídrico severo disminuyó considerablemente el peso seco de la planta.

El peso seco de la raíz en déficit hídrico fue 83 % mayor a los 35 DDSR con respecto al del testigo. El crecimiento, longitud, densidad y grosor de raíces es una característica importante para el aprovechamiento del agua disponible (Shao *et al.*, 2008). En la presente investigación, es probable que las raíces del tratamiento de déficit hídrico, por su diferencia tan grande en peso seco, sea un resultado de una densidad mayor o grosor de las raíces, aunque la diferencia en longitud no fue significativa, lo cual explicaría la razón de que el potencial de agua del suelo en el tratamiento de déficit hídrico en la profundidad mayor haya presentado valores de potencial de agua menores. Lo anterior concuerda con los resultados de Lima *et al.* (2016) en *Crotalaria retusa*, *Waltheria indica* y *Commelina benghalensis*, que tuvieron mayor acumulación de materia seca radical en déficit hídrico en comparación con el tratamiento sin restricción hídrica.

La raíz principal de las plantas en déficit hídrico fue en promedio 16 % más larga que la de las plantas testigo; sin embargo, no se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) (Figuras 3A y B); no obstante, el peso seco de la raíz en déficit hídrico fue mayor que el del testigo, lo que sugiere que hubo una mayor densidad de raíces. El déficit hídrico provoca que algunas especies modifiquen su sistema radical, esto se ve reflejado en el grosor y longitud de la raíz principal, así como en la aparición o disminución de las raíces laterales (Bao *et al.*, 2014). Esta respuesta se debe a que la planta concentra su energía y recursos en el desarrollo del sistema radical, lo que permite la absorción de agua en capas subterráneas, en detrimento del crecimiento del vástago (Lima *et al.*, 2016). El engrosamiento de las raíces puede deberse al aumento de fibrosidad; es decir, a un mayor desarrollo en el parénquima o aerénquima cortical de la raíz, lo que aumenta su rigidez, lo que a su vez se relaciona con la capacidad para penetrar capas más profundas y duras del suelo (Chimungu *et al.*, 2015); así mismo, se ha documentado que las raíces laterales pueden seguir un patrón de desarrollo a partir de la disponibilidad de agua, como es el caso en *Arabidopsis* y arroz (Bao *et al.*, 2014).

Faye *et al.* (2019) encontraron que el crecimiento de la raíz de *Pennisetum glaucum* L. depende de la disponibilidad

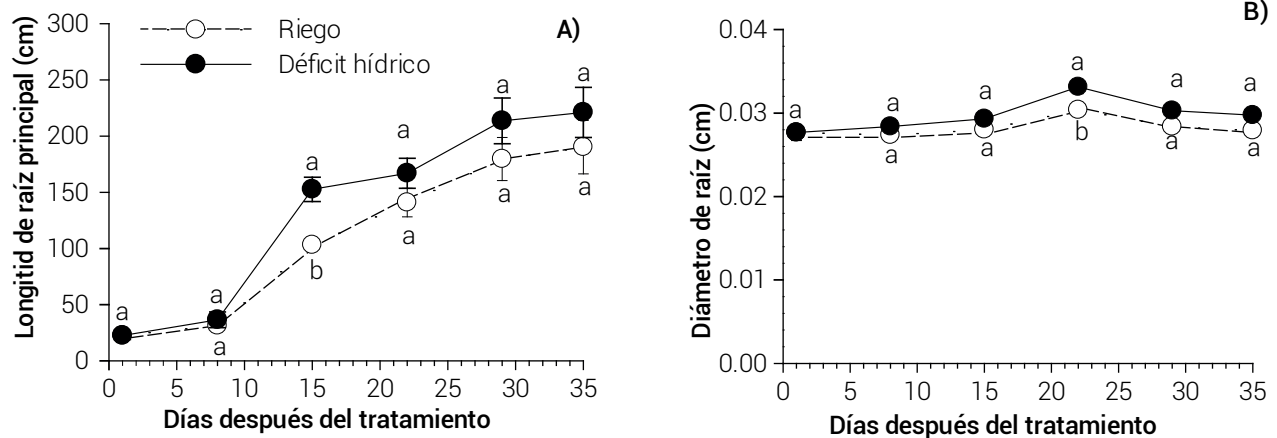


Figura 3. A) longitud y B) diámetro de la raíz principal de *Argemone ochroleuca* en riego constante y con déficit hídrico. Cada punto es el promedio de cinco repeticiones \pm error estándar.

de agua, reduciendo el crecimiento de raíces laterales en las capas superficiales secas del suelo y alargando la raíz a estratos más profundos; así mismo, reportaron que los cambios significativos en longitud y diámetro se observaron hasta después de 31 días de estrés hídrico.

CONCLUSIONES

Las respuestas fisiológicas de *Argemone ochroleuca* Sweet durante la etapa vegetativa indicaron que el estrés hídrico disminuyó la conductancia estomática, el potencial de agua y el potencial osmótico del vástago ocho días después de la suspensión del riego; asimismo, la acumulación de osmoprotectores como azúcares y prolina aumentó en relación con la prolongación y severidad del estrés. Dentro de las respuestas morfológicas de *A. ochroleuca*, la elongación y el peso seco de la raíz indicaron que el déficit conduce a una reasignación de carbono, priorizando el crecimiento de raíces.

AGRADECIMIENTOS

Al CONACyT por otorgar la beca de maestría a la primera autora. Al Colegio de Postgraduados, al Posgrado en Botánica y al M.C. José Luis Salinas por el apoyo en el desarrollo de este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Assaeed A. M., S. L. Al-Rowaily, M. I. El-Bana, A. K. Hegazy, B. A. Dar and A. M. Abd-ElGawad (2020) Functional traits plasticity of the invasive herb *Argemone ochroleuca* Sweet in different arid habitats. *Plants* 9:1268, <https://doi.org/10.3390/plants9101268>
- Bao Y., P. Aggarwal, N. E. Robbins, C. J. Sturrock, M. C. Thompson, H. Q. Tan, ... and J. R. Dinnyen (2014) Plant roots use a patterning mechanism to position lateral root branches toward available water. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 25:9319-9324, <https://doi.org/10.1073/pnas.1400966111>
- Basu S., V. Ramegowda, A. Kumar and A. Pereira (2016) Plant adaptation to drought stress. *F1000Research* 5:1554, <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
- Bates L. S., R. P. Waldren and I. D. Teare (1973) Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* 39:205-207, <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Bernal L., P. Coello and E. Martínez-Barajas (2005) Possible role played by R1 protein in starch accumulation in bean (*Phaseolus vulgaris*) seedlings under phosphate deficiency. *Journal of Plant Physiology* 162:970-976, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2004.12.005>
- Blum A. (2017) Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production. *Plant, Cell & Environment* 40:4-10, <https://doi.org/10.1111/pce.12800>
- Boehlein S. K., J. R. Shaw, T. J. Boehlein, E. C. Boehlein and L. C. Hannah (2018) Fundamental differences in starch synthesis in the maize leaf, embryo, ovary and endosperm. *The Plant Journal* 96:595-606, <https://doi.org/10.1111/tpj.14053>
- Chauhan B. S., A. Matloob, G. Mahajan, F. Aslam, S. K. Florentine and P. Jha (2017) Emerging challenges and opportunities for education and research in weed science. *Frontiers in Plant Science* 8:1537, <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01537>
- Chimungu J. G., M. F. A. Maliro, P. C. Nalivata, G. Kanyama-Phiri, K. M. Brown and J. P. Lynch (2015) Utility of root cortical aerenchyma under water limited conditions in tropical maize (*Zea mays* L.). *Field Crops Research* 171:86-98, <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.10.009>
- Dai A. (2013) Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change* 3:52-58, <https://doi.org/10.1038/nclimate1633>
- Du Y., Q. Zhao, L. Chen, X. Yao, H. Zhang, J. Wu and F. Xie (2020) Effect of drought stress during soybean R2-R6 growth stages on sucrose metabolism in leaf and seed. *International Journal of Molecular Sciences* 21:618, <https://doi.org/10.3390/ijms21020618>
- Duan K., G. Sun, Y. Zhang, K. Yahya, K. Wang, J. M. Madden, ... and S. G. McNulty (2017) Impact of air pollution induced climate change on water availability and ecosystem productivity in the conterminous United States. *Climatic Change* 140:259-272, <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1850-7>
- Durand M., B. Porcheron, N. Hennion, L. Maurousset, R. Lemoine and N. Pourtau (2016) Water deficit enhances C export to the roots

- in *Arabidopsis thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. *Plant Physiology* 170:1460-1479, <https://doi.org/10.1104/pp.15.01926>
- Etterson J. R., S. J. Franks, S. J. Mazer, R. G. Shaw, N. L. S. Gorden, H. E. Schneider, ... and A. E. Weis (2016) Project Baseline: an unprecedented resource to study plant evolution across space and time. *American Journal of Botany* 103:164-173, <https://doi.org/10.3732/ajb.1500313>
- Faye A., B. Sine, J. L. Chopart, A. Grondin, M. Lucas, A. G. Diedhiou, ... and L. Laplace (2019) Development of a model estimating root length density from root impacts on a soil profile in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br). Application to measure root system response to water stress in field conditions. *PLoS ONE* 14:e0214182, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214182>
- Ghaffari H., M. R. Tadayon, M. Bahador and J. Razmjoo (2021) Investigation of the proline role in controlling traits related to sugar and root yield of sugar beet under water deficit conditions. *Agricultural Water Management* 243:106448, <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106448>
- Heard T. A. and R. Segura (2012) *Argemone mexicana* L. and *Argemone ochroleuca* Sweet – Mexican poppy. In: Biological Control of Weeds in Australia. M. Julien, R. McFadyen and J. Cullen (eds.). CSIRO Publishing. Melbourne, Victoria, Australia. pp:65-72.
- Hernández-Ruiz J., J. Bernal, J. Gonzales-Castañeda J. E. Ruiz-Nieto and A. I. Mireles-Arriaga (2020) *Argemone ochroleuca*: (Papaveraceae), alkaloid potential source for agricultural and medicinal uses. *Tropical and Subtropical Agroecosystems* 23:31.
- Huntenburg K., I. C. Dodd and M. Stalham (2021) Agronomic and physiological responses of potato subjected to soil compaction and/or drying. *Annals of Applied Biology* 178:328-340, <https://doi.org/10.1111/aab.12675>
- Königshofer H. and H. G. Löppert (2015) Regulation of invertase activity in different root zones of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings in the course of osmotic adjustment under water deficit conditions. *Journal of Plant Physiology* 183:130-137, <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2015.06.005>
- Lima M. F. P., J. L. D. Dombroski, F. C. L. Freitas, J. R. S. Pinto and D. V. Silva (2016) Weed growth and dry matter partition under water restriction. *Planta Daninha* 34:701-707, <https://doi.org/10.1590/S0100-83582016340400010>
- Maema L. P., M. Potgieter and S. M. Mahlo (2016) Invasive alien plant species used for the treatment of various diseases in Limpopo Province, South Africa. *African Journal of Traditional, Complementary and Alternative Medicines* 13:223-231, <https://doi.org/10.21010/ajtcam.v13i4.29>
- Mahmood T., S. Khalid, M. Abdullah, Z. Ahmed, M. K. N. Shah, A. Ghafoor and X. Du (2020) Insights into drought stress signaling in plants and the molecular genetic basis of cotton drought tolerance. *Cells* 9:105, <https://doi.org/10.3390/cells9010105>
- Moussa S. A. I., S. A. Bazaid and S. Muneera (2012) Vegetation strategies of invasive *Argemone ochroleuca* in different habitats in Taif Governorate, Saudi Arabia. *Wudpecker Journal of Agricultural Research* 1:191-202, <https://doi.org/10.5897/AJAR12.1496>
- Moustafa M. F. M., S. A. Alamri, T. H. Taha and S. A. Alrumman (2013) *In vitro* antifungal activity of *Argemone ochroleuca* Sweet latex against some pathogenic fungi. *African Journal of Biotechnology* 12:1132-1137.
- Oræe A. and A. Tehranifar (2020) Evaluating the potential drought tolerance of pansy through its physiological and biochemical responses to drought and recovery periods. *Scientia Horticulturae* 265:109225, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2020.109225>
- Osakabe Y., K. Osakabe, K. Shinozaki and L. S. P. Tran (2014) Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science* 5:86, <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Ramesh K., A. Matloob, F. Aslam, S. K. Florentine and B. S. Chauhan (2017) Weeds in a changing climate: vulnerabilities, consequences, and implications for future weed management. *Frontiers in Plant Science* 8:95, <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00095>
- Salehi-Lisar S. Y. and H. Bakhshayeshan-Agdam (2016) Drought stress in plants: causes, consequences, and tolerance. In: Drought Stress Tolerance in Plants. Vol. 1. Physiology and Biochemistry. M. Hossain, S. Wani, S. Bhattacharjee, D. Burritt and L. S. Tran (eds) Springer. Cham, Switzerland. pp:1-16, https://doi.org/10.1007/978-3-319-28899-4_1
- Shao H. B., L. Y. Chu, C. A. Jaleel and C. X. Zhao (2008) Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331:215-225, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>
- Singh A., M. Shamim and K. N. Singh (2013) Genotypic variation in root anatomy, starch accumulation, and protein induction in upland rice (*Oryza sativa*) varieties under water stress. *Agricultural Research* 2:24-30, <https://doi.org/10.1007/s40003-012-0043-5>
- Thalman M., D. Pazmino, D. Seung, D. Horrer, A. Nigro, T. Meier, ... and D. Santelia (2016) Regulation of leaf starch degradation by abscisic acid is important for osmotic stress tolerance in plants. *The Plant Cell* 28:1860-1878, <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00143>
- Turner N. C. (2018) Turgor maintenance by osmotic adjustment: 40 years of progress. *Journal of Experimental Botany* 69:3223-3233, <https://doi.org/10.1093/jxb/ery181>
- Velázquez-Márquez S., V. Conde-Martínez, C. Trejo, A. Delgado-Alvarado, A. Carballo, R. Suárez, ... and A. R. Trujillo (2015) Effects of water deficit on radicle apex elongation and solute accumulation in *Zea mays* L. *Plant Physiology and Biochemistry* 96:29-37, <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2015.07.006>
- Zhu Y., X. Luo, G. Nawaz, J. Yin and J. Yang (2020) Physiological and biochemical responses of four cassava cultivars to drought stress. *Scientific Reports* 10:6968, <https://doi.org/10.1038/s41598-020-63809-8>